

THÈSE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD DE LYON

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

par

Michèle ANTOINE BESSON

Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Hyménomycètes

Soutenue le 20 Juillet 1972 devant la Commission d'Examen :

MM. R. KUHNER

Président

J. BOIDIN

M. JOSSERAND

} Examinateurs

Laboratoire de Mycologie associé au C.N.R.S.
Département de Biologie Végétale - 405
43, Boulevard du 11 Novembre 1918 69 Villeurbanne



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546306_0026

THÈSE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD DE LYON

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

par

Michèle ANTOINE BESSON

Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Hyménomycètes

Soutenue le 20 Juillet 1972 devant la Commission d'Examen :

MM. R. KUHNER

Président

J. BOIDIN

M. JOSSERAND

} **Examineurs**

Laboratoire de Mycologie associé au C.N.R.S.

Département de Biologie Végétale - 405

43, Boulevard du 11 Novembre 1918 69 Villeurbanne

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD

LYON

Président : M. le Professeur J. BOIDIN

1er Vice-Président : M. R. TOURAINE, Maître de Conférences agrégé

2ème Vice-Président : M. P. PONCET, Maître Assistant

3ème Vice-Président : M. D. SETTELEN, Etudiant

UNITES D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE

UNITES

DIRECTEURS

U.E.R. médicale Grange-Blanche

U.E.R. médicale Alexis Carrel

U.E.R. médicale LYON-Nord

U.E.R. médicale LYON-Sud-Ouest

U.E.R. des Sciences Pharmaceutiques

U.E.R. des Techniques de Réadaptation

U.E.R. de Biologie Humaine

U.E.R. d'Education Physique et Sportive

U.E.R. des Sciences Odontologiques

U.E.R. de Mathématiques

U.E.R. de Physique

U.E.R. de Chimie et Biochimie

U.E.R. des Sciences de la Nature

U.E.R. de Biodynamique et Psychopédagogie

U.E.R. de Physique Nucléaire

U.E.R. de Mécanique

Observatoire

Institut Universitaire de Technologie 1

Institut Universitaire de Technologie 2

M. le Professeur D. GERMAIN

M. le Professeur C. GIROD

M. le Professeur A. BERTOYE

M. le Professeur L. TOLOT

M. M. CARRAZ, Maître de Conférences agrégé

M. le Professeur P. MOUNIER-KUHN

M. J.C. CZYBA, Maître de Conférences agrégé

M. A. MILLON, Professeur E.P.S.

M. R. VINCENT

M. le Doyen J. BRACONNIER

M. le Professeur M. DUFAY

M. le Professeur D. GAUTHERON

M. le Professeur L. DAVID

M. R. FONTANGES, Maître de Conférences

M. le Professeur A. SARAZIN

M. le Professeur J. MATHIEU

M. le Professeur J.H. BIGAY

M. le Professeur B. POUYET

M. J. GALLET

Secrétaire Général : M. P. IZAUTE

S O M M A I R E

AVANT-PROPOS	
HISTORIQUE ET INTRODUCTION	1
MATERIEL ET METHODES	7
CHAPITRE PREMIER . - La paroi sporique et ses différenciations chez les Coprinacées, Lépiotacées, Naucoriacées.	8
A .- La paroi sporique.	8
1 - L'eusporium et ses différenciations.	8
a) le sclérosporium	8
b) l'endosporium	9
c) la tunica	9
2 - Le myxosporium et ses différenciations.	10
a) l'építunica et les ornements	10
b) l'ectosporium	11
B .- Les différenciations sommitales.	12
1 - Le pore	12
2 - Le cal	14
3 - Ontogénèse des différenciations sommitales	16
4 - Papilles à sclérosporium épaissi.	16
C .- L'appendice apiculaire	17
D .- Rapport entre la paroi sporique et la paroi basidiale.	17
CHAPITRE II . - Champignons dont la spore souvent incolore sous le microscope ne présente pas de différenciations apicale.	18
A .- Espèces à spores ornées.	18
1 - L'eusporium et ses différenciations	18
a) l'endosporium	18
b) le sclérosporium	19
c) la tunica	20
2 - Le myxosporium et ses différenciations	21
a) types de spores où le myxosporium est le plus différencié.	21
+ ornements tronqués sans structure visible	21
++ ornements pointus et structurés	22

b) types de spores où le myxosporium est entièrement utilisé à l'édification des ornements.	23
+ ornements amyloïdes	23
* dans toute leur épaisseur	23
** ornements partiellement amyloïdes	24
3 - L'appendice apiculaire	27
4 - Rapport entre la paroi sporique et la paroi de la baside.	27
B .- Spores enveloppées par une épaisse couche externe très opaque.	28
1 - Spores des <u>Rhodophyllus</u> , <u>Clitopilus</u> , et <u>Rhodocybe</u>	28
2 - Spores de <u>Rhodotus palmatus</u> et de <u>Cristella</u> <u>farinacea</u>	29
3 - Spores de <u>Macrocyttidia cucumis</u>	30
C .- Espèces à spores lisses en microscopie photonique.	30

RESUME

BIBLIOGRAPHIE

LISTE DES ESPECES ETUDIEES ET FIGUREES

LISTE DES ESPECES ETUDIEES PAR D'AUTRES AUTEURS ET CITEES DANS LE TEXTE.

Avant l'exposé des résultats nous voulons présenter nos respectueux remerciements et notre reconnaissance à Monsieur le Professeur KÜHNER pour ses très nombreux conseils et son aide permanente. Nous le remercions pour tous les moments qu'il nous a consacrés pendant la réalisation de ce texte. Sans ses déterminations et le très grand nombre d'échantillons d'herbier qu'il nous donna toujours très rapidement ce travail n'aurait pas été possible. Nous le remercions de nous avoir communiqué sa passion de la Botanique et de la Mycologie. Nos séjours mycologiques de Vanoise seront toujours de très bons souvenirs.

Nous remercions Monsieur le Président BOIDIN de bien avoir voulu participer à notre Jury ; les échantillons qu'il nous a donnés nous ont été fort utiles.

Nous témoignons également notre profonde gratitude à Monsieur JOSSE RAND qui a accepté d'être membre de notre Jury. Nous le remercions aussi pour la gentillesse qu'il a mis à nous donner des échantillons de son herbier.

Nous exprimons notre reconnaissance à Monsieur ROMAGNESI pour les précieux exsiccata qu'il nous a fait parvenir.

Que notre collègue BRUCHET soit remercié pour les échantillons qu'il nous procura.

Nous remercions Monsieur PAVANS DE CECCATY, Directeur du Centre de Microscopie Electronique Appliquée à la Biologie, Mademoiselle POTTU, Madame VITTORELI, qui ont veillé au bon fonctionnement des microscopes électroniques.

Nous sommes heureuse d'exprimer notre amicale reconnaissance à Bernard DEQUATRE, qui a réalisé toute une partie technique de ce travail ; il nous a toujours aidé avec modestie et grande compétence.

Que Madame VENET, photographe au laboratoire de Mycologie, qui a toujours réalisé de très bons tirages, reçoive nos très sincères remerciements. Nous n'oublierons pas Madame NEMES, aujourd'hui à la retraite.

A Madame PATISSIER et à Monsieur GONNET, qui ont bien voulu consacrer de leur temps à la réalisation pratique de ce petit mémoire, l'assurance de nos vifs remerciements.

A la mémoire de ma Grand-Mère.

HISTORIQUE ET INTRODUCTION

Depuis déjà plusieurs années l'utilisation du microscope électronique a permis une connaissance plus fine de la paroi sporique. R. Heim et ses élèves J. Perreau et L.M. Meléndez-Howell, qui ont travaillé en microscopie électronique, ont continué à nommer les couches sporiques en utilisant les termes d'endospore, épispore, exospore, péri-spore ; issus des observations en microscopie photonique et assez diversement employés. En plus de ces couches R. Heim (1962) observe chez les spores de Ganoderma, tendue sur les ornements : "une mince couche, en partie persistante en partie caduque, rigide, lisse" qu'il appelle ectospore ; dans le même temps Furtado (1962) observe aussi cette pellicule dans ce même genre.

J. Perreau (1967) en précisant la texture, l'opacité des couches adapte la terminologie classique à l'électronique. Dans sa thèse elle propose les définitions suivantes pour les couches :

- l'endospore est la couche la plus interne "elle n'a pas de texture définie et apparaît toujours claire en microscopie électronique... c'est une couche d'origine exclusivement sporale."

- l'épispore est "l'assise fondamentale de la paroi sporale" elle est très résistante, de structure lamellaire, toujours assez dense aux électrons ; chez les chromosporées elle est chargée de fines granulations pigmentaires uniformément réparties, ou bien localisées dans une zone interne plus ou moins large ; elle est toujours apparue lisse sur ses deux faces ;" c'est un feuillet élaboré pour la spore, mais par le cytoplasme de la baside".

- l'exospore qui "naît après et autour de l'épispore" est un tégument continu, pigmenté ou non, à texture non orientée, assez résistant, mais beaucoup moins que l'épispore, lisse ou ornée et dans

ce cas formant l'ornementation vraie fondamentale des spores ; elle est engendrée par un phénomène constructif.

- la périspore existe sur toutes les basidiospores ; chez les spores ornées elle est la zone recouvrant les ornements exosporiques et remplissant les intervalles entre ceux-ci ; sa transparence aux électrons l'oppose à l'exospore pigmentée ; elle est mucilagineuse, souvent caduque et forme une ornementation surajoutée de nature destructive qui empâte l'ornementation exosporique, cela chez de nombreuses spores amyloïdes. La périspore tire son origine d'une transformation de la couche interne de la paroi basidiale.

- l'ectospore est la pellicule superficielle qui isole la spore du milieu extérieur ; elle est le prolongement de la couche externe de la baside, "avec la périspore elle constitue le feuillet basidial à l'intérieur duquel s'élaborent les autres tuniques sporales".

Quelques années plus tard H. Burge (1966) fait un travail important sur les spores ornées de divers Russulacées et Gasteromycètes réputés affines aux Russulacées. De ses observations elle conclut qu'il existe six feuillets dans la paroi sporique qu'elle désigne, de l'intérieur vers l'extérieur par des lettres allant de A à E. L'ensemble des couches A et B correspond à l'épispore de J. Perreau, C est un mince feuillet transparent aux électrons qui jusqu'alors était passé inaperçu, F est l'ectospore. L'auteur n'a pas reconnu d'endospore parmi les spores étudiées.

Plus récemment H. Cléménçon (1970) propose une nouvelle terminologie qui s'appuie uniquement sur des observations faites en microscopie électronique, celle-ci exclut les désignations anciennes redéfinies par J. Perreau. D'après cet auteur la paroi sporique comprendrait trois couches propres :

- le corium couche la plus interne, déposée en dernier, transparente aux électrons, presque toujours dépourvue de structure.

- la tunica ou couche moyenne sombre, presque noire en électronique, de structure granuleuse ou lamellée, généralement lisse. Très souvent une coriotunica remplace le corium ou la tunica ou l'ensemble des deux ; cette couche est souvent zonée par suite de la répartition inégale de la substance tunicale opaque dans la matrice coriale transparente.

- le tectum, troisième couche propre à la spore, situé à l'extérieur de la tunica, se dépose en premier ; il est transparent ou presque, souvent constitué d'amas de formes et taille variables, mais son épaisseur peut être si faible parfois qu'on ne peut alors y reconnaître une structure.

Ces trois couches propres à la spore sont enveloppées par le sporoéthécium qui est le prolongement de la paroi de la baside. Deux feuillets y sont distingués : l'ectosporoéthécium ou ectospore de R. Heim, opaque et hétérogène, mal délimité à l'extérieur et l'endosporoéthécium gris clair à blanc, non structuré. A ces trois couches fondamentale, peuvent s'ajouter des couches annexes : l'épícorium gris des Rhodophyllacées ; l'építunica sombre, développée chez de nombreuses spores où elle forme les ornements, elle remplace souvent le tectum ; l'interstratum noir ou sombre des Russulacées, sans structure visible, qui recouvre les ornements sous l'endosporoéthécium.

D'autres travaux ont été faits sur les parois sporiques, ceux de K. Wells (1965) chez Schizophyllum commune, de J.M. Hyde et C.H. Walkinshaw (1966) chez Lenzites saepiaria, de M.S. Manocha (1965) chez Agaricus campestris. Ils n'apportent pas de précisions pour ce qui est de la désignation des couches ; les auteurs les nomment parfois interne, moyenne, externe.

Au cours de notes en collaboration avec le Professeur R. Kühner (1972, a, b, c, d) nous avons proposé un vocabulaire s'inspirant à la fois de termes anciens et récents. Ainsi, la paroi sporique est constituée par deux ensembles :

- un ensemble interne ou eusporium
- un ensemble externe le myxosporium.

Ces deux ensembles sont le plus souvent séparés l'un de l'autre par un feuillet clair, le médiostratum, correspondant à la couche C de H. Burge. Il n'est pas possible de dire si le médiostratum se rattache à un ensemble ou à l'autre, ou s'il est indépendant.

L'eusporium est formé d'un endosporium primaire parfois lamellaire, équivalent de l'endospore défini par J. Perreau, d'un sclérosporium très semblable à l'épispore et de la tunica. Quelquefois comme chez Laccaria tortilis, nous avons défini un endosporium secondaire lamellaire, bien développé qui isole de bouchon apiculaire du cytoplasme et ne participe pas à la constitution de la paroi de l'appendice apicu-

laire.

Si nous avons préféré le terme de sclérosporium à celui d'épispore c'est qu'il exprime la consistance de cette couche par rapport au myxosporium et surtout ne donne pas une idée fausse de son emplacement dans la paroi sporique. Des zones d'opacité différentes existent parfois dans l'épaisseur de cette couche différenciant ainsi quand elles sont au nombre de deux un exosclérosporium et un endosclérosporium chez Lepiota procera par exemple. Quand leur nombre est plus élevé le sclérosporium est multizoné comme chez Coprinus silvaticus.

Le myxosporium s'oppose à l'eusporium par sa consistance mucilagineuse. Des différenciations s'y manifestent, tantôt sous forme d'une couche profonde continue et dense chez les spores lisses, tantôt sous forme d'amas opaques plus ou moins reliés entre eux constituant les ornements des spores verruqueuses. Nous admettons que ces structures correspondent à l'épitunica de Cléménçon.

Chez de nombreuses spores la région apicale est très différenciée. En microscopie photonique Patouillard (1887) a été l'un des premiers à reconnaître l'importance systématique des modifications apicales qui constituent le pore germinatif. Cet auteur définit le pore germinatif comme une "solution de continuité en un point de l'épispore" ; le pore germinatif est une cavité le plus souvent creuse, mais parfois "l'endospore fait une légère saillie au travers du pore".

A partir de ses propres observations en microscopie photonique R. Heim (1931) pense aussi que le pore germinatif est une cavité creuse. Il définit une nouvelle différenciation apicale qu'il nomme cal : "une discontinuité dans la membrane elle ne correspond pas à une cavité dans la membrane, mais bien à une réfringence différente de celle-ci, accompagnant probablement une hétérogénéité dans la nature de la substance constituante, peut-être l'existence d'un bouchon apical."

Le mot cal a été repris par Singer (1962), mais il modifie la définition proposée par R. Heim ; le cal devient une modification sommitale au niveau de laquelle la paroi sporique est amincie et souvent papillée. Singer pense qu'il y a tous les passages entre le cal et le pore, c'est ce qui s'observe par exemple dans le genre Galerina. Le cal ressemble au pore mais c'est une région apicale étroite avec des parois modifiées et sans troncature.

L.M. Meléndez-Howell (1967) a consacré une thèse à l'étude du pore germinatif des basidiospores, tant en microscopie photonique qu'en microscopie électronique. De ses conclusions nous retenons que : "la structure porique concerne l'épispore qui montre différents degrés d'amincissement ou de creusement, allant de l'intérieur vers l'extérieur sporal. L'exospore à peine séparée de l'épispore porique forme avec celle-ci une cavité où se trouve logée l'endospore". Pour L.M. Meléndez-Howell la discontinuité épixosporique est donc occupée le plus souvent par l'endospore.

Cependant, elle reconnaît chez quelques Lepiota en particulier L. procera, L. mastoidea, L. excoriata et quelques Gastéromycètes, que la cavité porique est occupée non par l'endosporium, mais par une formation de nature différente : le bouchon porique. Parfois, et en particulier chez les Gastéromycètes, l'endosporium participe encore à l'obturation de la cavité porique ; il enchasse le bouchon porique en s'insérant entre celui-ci et le sclérosporium.

Meléndez-Howell ne retient pas le terme de cal ; les modifications apicales correspondent toutes à des pores germinatifs qu'elle classe en cinq grands types structuraux désignés par des lettres grecques.

Cet auteur apporte aussi une précision à la définition de l'exospore donnée par J. Perreau ; chez des Panaeolus et des Coprinus elle reconnaît une structure lamellaire à cette couche. Sur ses documents photographiques, au niveau du pore germinatif, elle observe une encoche qui lui permet de distinguer l'épispore de l'exospore.

Avec le Professeur R. Kühner nous avons aussi montré en microscopie photonique et électronique que le pore germinatif est une formation pleine, mais il ne nous est pas apparu que c'est l'endosporium qui l'obture. Nous désignons du terme de "médulla" la formation qui comble le pore, le vocable de bouchon porique ayant été utilisé dans un sens plus précis, plus étroit. Cette médulla est souvent en forme d'un champignon du genre Clitocybe ; si bien qu'il est apparu pratique dans nos descriptions de désigner par caulomédulla et piléomédulla la base et le sommet de cette formation.

La médulla, souvent peu opaque en électronique, semble avoir des origines variables selon les spores considérées. Chez les Hypoholoma et les Agrocybe se réalise sans doute une différence dans la nature de

la substance sclérosporique entre la région médullaire et le reste de la couche. Chez Panaeolus campanulatus le sclérosporium est très aminci à l'apex chez la spore jeune ; au cours de l'ontogenèse se dépose une matière différente de la substance sclérosporique, c'est elle qui donnera la médulla. Il n'est pas exclu que l'étude de nombreuses sporogenèses amène à découvrir d'autres modes de formations pour la médulla.

D'autres travaux ont été faits sur la structure des pores germinatifs, celui de D.L. Stocks et de W.H. Hesse (1970) chez un Psilocybe de D.A. Griffiths chez Panaeolus campanulus (1971) et de C.E. Heintz et D.J. Niederprum (1971) chez Coprinus lagopus.

Depuis quelques années l'utilisation de la technique des répliques et l'emploi du microscope à balayage ont permis une meilleure connaissance de l'ornementation de la paroi de la spore. De nombreuses spores ont ainsi été étudiées par J. Perreau et R. Heim (1969, 1971), L.F. Grant et R.T. Moore (1970), D.N. Pegler et T.W.K. Young (1969, 1972,a,b), H.E. Bigelow et J.R. Rowley (1968) et par E. Stix (1970).

La méthode de cryodécapage a été utilisée par R. Bronchart et V. Demoulin (1970, 1971) pour des spores de Gastéromycètes et d'Hypholoma fasciculare et par Griffiths chez Panaeolus campanulatus (1971).

MATERIEL ET METHODES

Les observations ont porté sur du matériel frais quand cela était possible, mais beaucoup d'exsiccata provenant de l'herbier du Professeur R. Kühner ont été utilisés. En effet, c'est souvent à la suite d'observations qu'il faisait en microscopie photonique que R. Kühner nous conseillait telle ou telle observations en microscopie électronique afin de comparer et de préciser par exemple des différenciations sommitales, ou la mise en évidence d'endosporium primaire ou secondaire.

Le matériel frais a été le plus souvent fixé au KMnO_4 à 1 ou 1,5% en solution aqueuse pendant 30 à 60 minutes, soit à la température ambiante soit à 4°C . De rares fois nous avons utilisé l'acide osmique et les doubles fixations glutaraldehyde-acide osmique ou glutaraldehyde- KMnO_4 . Une allergie très importante à l'acide osmique nous a fait renoncer à ce fixateur.

Les spores pigmentées ont été le plus souvent soumises à l'ammoniaque ou à la potasse à 2%, 5% ou 10% à 110°C pendant une heure à l'autoclave. Après un bon rinçage, les fragments de lames sont laissés 5 à 10 minutes dans KMnO_4 à 0,5%.

L'araldite et l'epon ont servi de milieu d'inclusion. Les coupes ont été faites à nos débuts avec un ultramicrotome Leitz, par la suite avec un Reichert. Le plus souvent nous avons coupé avec des couteaux de verre. Les coupes ont été colorées par l'acétate de plomb, selon la méthode de Reynolds. Les observations ont été faites sur microscope électronique Hitachi et Philips au centre de Microscopie Electronique appliquée à la Biologie de l'Université Claude Bernard.

CHAPITRE PREMIER

LA PAROI SPORIQUE ET SES DIFFERENCIATIONS SOMMITALES CHEZ LES COPRINACEES, LEPIOTACEES, NAUCORIACEES

A - LA PAROI SPORIQUE

Dans ces différentes familles l'eusporium et le myxosporium, séparés le plus souvent l'un de l'autre par le médiostrium se distinguent par leur consistance. Tandis que les eusporiums de deux ou plusieurs spores voisines restent toujours indépendants les uns des autres, il n'est pas rare de voir confluer les myxosporiums. R. Kühner (1934,a) l'a observé en microscopie photonique chez Coprinus narcoticus, J. Perreau (1967,b) chez Lacrymaria velutina en microscopie électronique et nous même chez Panaeolus campanulatus (1972,a) et Hebeloma alpinum (1971,b).

La différence de consistance de l'eusporium et du myxosporium s'exprime aussi par une résistance différente aux alcalis. Après autoclavage à chaud l'eusporium persiste alors que le myxosporium fragile est, en partie ou complètement détruit. Cependant, il arrive que le sclérosporium soit dégradé et seul subsiste alors l'endosporium comme l'a parfois observé R. Kühner en microscopie photonique.

1) l'Eusporium et ses différenciations

L'eusporium comprend trois couches qui sont de l'intérieur vers l'extérieur : l'endosporium généralement peu opaque, le sclérosporium souvent zoné et la tunica peu épaisse et très opaque. L'endosporium ne se différenciant pas toujours du sclérosporium nous donnerons d'abord quelques précisions sur ce dernier.

a) le sclérosporium

Parmi les espèces étudiées appartenant aux genres Agrocybe, Hypholoma, Stropharia, Psathyrella il est apparu avec la même forte opacité sur toute son épaisseur. Mais, chez des Hebeloma, Lepiota

procera un endosclérosporium est distinct d'un exosclérosporium. Des spores d'Hebeloma vaccinum et d'Hebelome sacchariolens ayant subi un traitement ammoniacal à l'autoclave montrent un endosclérosporium très opaque fortement lamellaire alors que l'exosclérosporium beaucoup plus clair sans structure orientée apparaît lâchement granuleux. Chez les spores de Lepiota procera (v) et de Panaeolus campanulatus (v) les deux zones du sclérosporium sont très lamellaires, l'endosclérosporium étant cette fois plus clair que l'exosclérosporium.

Sur des photographies de Lacrymaria velutina prises par J. Perreau et par Meléndez-Howell (1966) et sur nos clichés (1972,b) de Lacrymaria pyrrotricha le sclérosporium montre trois zones d'opacité différente. Enfin chez Coprinus silvaticus il est multizoné, on peut y reconnaître jusqu'à cinq zones.

b) l'endosporium

Chez les Naucoriacées l'endosporium par sa très faible opacité en microscopie électronique se distingue du sclérosporium plus opaque qui l'entoure. En microscopie photonique G. Bruchet l'a reconnu chez les spores des Hebeloma après coloration.

Chez Lepiota procera, L. brebissonii, L. lilacino-granulosa une texture fibrillaire a été révélée au niveau de cette couche. Ces observations viennent modifier la définition de l'endosporium considérée jusqu'alors comme sans structure.

Dans le genre Coprinus, en microscopie photonique R. Kühner reconnaît nettement un endosporium chez C. sterquilinus ; des observations simultanées en électronique montrent un endosporium clair tranchant sur le sclérosporium.

Chez C. verrucispermus et C. picaceus on observe une opacification progressive allant du plasmalemme à la tunica ; il devient impossible alors de distinguer un endosporium d'un sclérosporium. Cet ensemble a une structure finement lamellaire sur toute son épaisseur.

L'existence d'une structure au niveau de l'endosporium ne peut être mise en évidence que s'il y a une "pigmentation électronique". En son absence l'endosporium apparaît transparent et amorphe ; c'est sous cet aspect qu'il a été décrit (J. Perreau).

c) la tunica

Couche opaque et assez mince, elle tapisse la sur-

face externe du sclérosporium. Sur nos clichés (1972,c) la forte opacité du sclérosporium ne permet pas de dire si elle existe dans les genres Hypholoma, Agrocybe, Stropharia, Galerina, Conocybe, Flammula. Par contre, elle s'observe chez des Hebeloma tels H. crustuliniforme et H. cylindrosporium ; des Coprinus comme C. verrucispermus, picaceus, nudisporus. Elle se présente sous forme d'une fine pellicule chez Lepiota procera, L. mastoidea et L. brebissonii.

Sur des documents photographiques de H. Cléménçon un feuillet noir limite la coriotunica chez Agrocybe dura, A. semiorbicularis et chez Flammula carbonaria. L'auteur ne nomme pas ce feuillet qui nous paraît correspondre à la tunica.

2) Le myxosporium et ses différenciations.

a) l'építunica et les ornements

La jeune spore est enveloppée d'un myxosporium indifférencié. Au cours de la sporogénèse apparaît une couche basale plus ou moins opaque, d'épaisseur régulière ou non selon les espèces ; elle se dépose au dessus du médiostrium ou de la tunica là où ce dernier n'est pas perceptible, constituant ainsi l'építunica.

L'építunica est lisse, d'épaisseur uniforme chez Coprinus picaceus et Panaeolus campanulatus. C'est elle qui donne l'ornementation aux spores verruqueuses des Coprinus, Hebeloma, Cortinarius, Galerina. Les ornements sont noyés dans une matrice de substance myxosporique claire.

Chez Coprinus verrucispermus par exemple, l'építunica se dépose en une couche basale d'épaisseur irrégulière, formant un "plancher " portant de place en place des "piliers" de plus ou moins grande largeur. Vers l'extérieur ces derniers sont recouverts par un "plafond" építunical.

Précisons que la confluence entre les myxosporiums de deux ou plusieurs spores se fait jusqu'au niveau de l'építunica inclusivement ; c'est un argument pour rattacher l'építunica au myxosporium.

H. Cléménçon a défini l'építunica comme une couche de structure homogène. Deux exemples au moins, ceux de Panaeolus campanulatus et d'Hebeloma alpinum révèlent une structure orientée.

La jeune spore de Panaeolus campanulatus a un myxosporium gris clair en microscopie électronique. Au cours de la sporogénèse

apparaissent de fines lamelles concentriques à la masse de la spore. Chez les spores adultes confluant par leur épitunica, ces fibrilles se redressent, s'étirent, s'espacent et sont plus ou moins associées. Cette dissociation laisse mieux apparaître la substance transparente qui les enrobe et que l'on peut considérer comme une matrice myxosporiale mucilageuse. Celle-ci s'étale et se gonfle abondamment à l'extérieur de la zone fibrillaire ; finalement une différenciation ou "coagulation" superficielle fait apparaître un très mince feuillet qui limite cette masse transparente.

Chez Hebeloma alpinum la spore non mûre et non traitée montre un réseau de fines fibrilles dont l'orientation privilégiée est perpendiculaire au jeune sclérosporium. Chez les spores adultes on observe au sein d'une masse myxosporiale gris clair de fins "cordons", sans doute issus de la coalescence de plusieurs fibrilles.

b) l'ectosporium

C'est la partie la plus externe du myxosporium.

Le plus souvent l'ectosporium tapisse le plafond épitunical et paraît peu ou pas discernable de ce dernier, il correspond à l'ectosporothécium de Cléménçon.

Chez Hebeloma calyptrosporium, l'ectosporothécium est séparé de l'épitunica par l'interposition d'un mince feuillet clair l'endosporothécium.

Le plafond épitunical et l'ectosporium s'infléchissent ou s'étirent vers l'extérieur très souvent entre les piliers et ont un aspect ondulé sur les coupes d'électronique de nombreux Hebeloma, Coprinus, Galerina. L'ectosporium de C. narcoticus adhère de place en place à quelques piliers épitunicaux comme l'a observé R. Kühner (1934) en microscopie photonique et Meléndez-Howell (1966,b) en microscopie électronique ; celui de C. nudisporus relié à aucun pilier ondule librement autour de la spore. Les ondulations de l'ectosporium sont sans doute des artéfacts, mais elles traduisent l'extensibilité de cette pellicule.

Chez les Lepiota, si nous admettons avec M. Locquin qu'il y a une ornementation, mais très fugace, nous considérerons le mince feuillet opaque qui surmonte le médiostatum non comme un ectosporium mais comme une épitunica.

B - LES DIFFERENCIATIONS SOMMITALES

Dans les familles des Naucoriacées, Coprinacées, Lépiotacées, les spores sont généralement tronquées lorsqu'elles possèdent un pore germinatif. Elles sont papillées quand elles ont un cal, ou lorsqu'une couche de la paroi est épaissie à l'apex comme c'est le cas chez quelques espèces d'Hebeloma et d'Alnicola.

Du seul aspect extérieur de la spore on ne peut cependant conclure à la nature de la différenciation apicale.

1) Le pore

Les modifications essentielles se réalisent dans le sclérosporium au niveau duquel existe une médulla plus ou moins différenciée. La tunica chez Coprinus nudisporus, Panaeolus campanulatus passe sans modification au dessus du pore ; mais, chez les spores traitées par la potasse de Coprinus silvaticus, C. picaceus, Lacrymaria pyrrotricha, elle se trouve très étirée et plus faiblement opaque, par suite de l'important développement de la médulla. Le myxosporium surmontant la tunica est très souvent fort aminci à ce niveau.

La médulla de Lacrymaria pyrrotricha (KOH) montre distinctement deux zones, d'une part une caulomédulla gris clair, lamellaire ; d'autre part une piléomédulla transparente sans structure. Le pore de L. velutina observé par Meléndez-Howell a une forme un peu semblable, mais sur ses clichés la caulomédulla, plus courte, ne montre pas de structure lamellaire.

Chez les spores de Coprinus verrucispermus (v) la médulla montre dans sa totalité une structure orientée. Ici une néotunica, feuillet courbe à trois couches sépare la piléomédulla grise en forme de lentille biconvexe de la caulomédulla beaucoup plus claire concave à sa partie supérieure. Des photographies de pore de Coprinus lagopus données par C.E. Heintz et D.J. Niederprum (1971) révèlent une constitution analogue.

Pour obtenir de meilleures coupes nous avons très souvent traité les spores par la potasse ; or cette base désorganise la médulla de C. verrucispermus et notamment efface la néotunica. Si bien qu'un tel traitement ne nous a peut-être pas permis de déceler chez d'autres spores une médulla du type de celle de C. verrucispermus.

La médulla de Coprinus nudisporus présente un aspect

moucheté, on y voit de petites plages, sombres diffuses, étirées, plus ou moins reliées entre elles, et dont l'orientation d'ensemble est parallèle au plasmalemma; dans la partie basale correspondant à la caulomédulla ces taches sont plus denses et plus sombres.

En microscopie photonique, chez Coprinus sterquilinus, R. Kühner a montré que l'endosporium ne participe pas à la constitution de la médulla, mais qu'il constitue une couche basale sous la médulla. Chez cette même espèce le microscope électronique met en évidence une très fine ponctuation dans l'ensemble de la médulla. Une observation précise montre que le tiers inférieur est plus clair, plus finement ponctué, parfaitement identique à l'endosporium voisin ; la partie supérieure, en continuité avec le sclérosporium a un granité plus sombre et plus grossier.

Un "épaississement " ou "bouchon" dans la moitié supérieure du pore d'une Psathyrella du groupe spadiceogrisea a été observé par L.M. Meléndez-Howell en microscopie photonique. L'observation en électronique de spores de carpophores français de P. spadiceogrisea montre une ponctuation non uniforme au niveau de la médulla. A la partie inférieure des points minuscules et très serrés forment un fin granité ; la partie supérieure composée de plages plus grandes et épaisses a un aspect moucheté. Nous ne reconnaissons pas l'endosporium chez cette espèce.

Ici, entre le sclérosporium et la médulla existe une zone de transition où le sclérosporium apparaît s'effiloche, se dissocier progressivement en granulations.

Cette zone "d'effilochage" se retrouve chez les spores de plusieurs Naucoriacées : Stropharia melasperma, Hypholoma polytrichi, Hypholoma subericaea, Hypholoma elongatum, Conocybe pubescens, Bolbitius titubans. Chez H. elongatum il existe un endosporium qui se poursuit au-dessous de la médulla.

Chez Hypholoma polytrichi, Agrocybe dura, Anellaria separata le pore présente trois zones : une zone profonde en contact avec le protoplasme, gris clair, très finement ponctué, qui paraît être la continuation de l'endosporium au-dessous de la médulla; une zone moyenne plus sombre formée de granulations plus grossières et en surface une zone transparente dépourvue de structure. Le tout est recouvert

d'une mince épitunica.

Les spores de quelques Lepiota, L. procera en particulier, ont déjà fait l'objet de nombreuses recherches en microscopie photonique par M. Locquin et R. Kühner et aussi en électronique par L.M. Meléndez-Howell.

Comme ce dernier auteur nous observons, chez L. procera, un "bouchon porique" hétérogène d'aspect nuageux, qui repose sur l'endosporium en le déprimant pour former le "bourrelet" décrit par M. Locquin.

Chez L. mastoidea le bouchon a deux zones : l'inférieure d'aspect semblable au bouchon de L. procera occupe l'épaisseur du sclérosporium ; la zone supérieure, grise, très finement ponctuée forme avec le myxosporium également ponctué mais plus clair un mamelon saillant.

En microscopie photonique R. Kühner (1934,b) a montré la différence de colorabilité vis-à-vis du bleu de crésyl des pores de L. procera appartenant au groupe des Procerae et de L. brebissoni de la section des Annulosae, mais placée parfois dans le genre Hiatula sensu Heim et Romagnési.

De ses propres observations L.M. Meléndez-Howell conclut " qu'il n'y a jamais de bouchon chez les spores des Hiatula, l'endospore est seule arrêtée par l'exospore porique". Or en microscopie électronique chez des spores de L. brebissoni, hydrolysées par HCL normal à 60°C pendant dix minutes, et passées dans l'ammoniaque à froid pendant quelques secondes, nous observons à l'apex une formation qui traverse toute l'épaisseur de la paroi sporale, endosporium compris, pour venir buter contre le cytoplasme. Cette formation a une structure un peu différente de celle qui obture le pore de L. procera ; elle peut-être assimilée à un bouchon porique développé sur toute l'épaisseur de la paroi sporale. Ce bouchon montre de fines granulations qui dans sa moitié inférieure forment des lignes parallèles au plasmalemme, cette orientation est en continuité avec celle de l'endosporium. Dans sa partie supérieure, là, où il fait saillie sur le contour sporique la ponctuation n'est plus orientée.

Lepiota naucina de la section des Annulosae a un pore qui rappelle beaucoup celui de L. brebissonii.

Chez toutes les espèces à pore germinatif nous avons montré que la médulla qui comble la discontinuité du sclérosporium n'est pas l'endosporium. Certaines fois , et cela est le cas de Lepiota procera

l'endosporium est bien reconnaissable au niveau de la différenciation apicale, le reste étant occupé par une médulla que nous assimilons au bouchon porique.

2) le cal

R. Singer, définit le cal comme une différenciation sommitale au niveau de laquelle la paroi sporique est amincie et souvent papillée. Il considère que Galerina cedretorum possède un cal. En microscopie électronique l'amincissement de la paroi sporique est surtout important pour le myxosporium et le sclérosporium ; l'endosporium présent demeure inchangé à ce niveau. A l'apex le sclérosporium est beaucoup plus clair qu'ailleurs, ce qui traduit une modification chimique locale non mentionnée par Singer. Cette modification nous la retrouvons chez Galerina dimorphocystis. La potasse à chaud décape le sclérosporium à l'apex, laissant subsister à ce niveau un endosporium fort étiré en papille creuse.

L'allure non papillée de la spore d'Hebeloma cylindrosporum ne permet pas de dire par une simple observation en microscopie photographique qu'elle possède un cal. En microscopie électronique l'amincissement de la paroi est évident, il l'est surtout au niveau du sclérosporium qui, apparemment ne montre pas de modification chimique.

L'observation des clichés électronique du pore d'Hypholoma elongatum et du cal de Galerina cedretorum ne montre aucune différence fondamentale entre ces deux différenciations apicales. Dans les deux cas l'endosporium est très distinct à l'apex et est surmonté par une couche grise qui prolonge le sclérosporium en perdant de l'opacité et de l'épaisseur ; cette zone est le sclérosporium légèrement modifié.

L'observation du sclérosporium dans la zone apicale de spores mûres d'Agrocybe vervacti, Hypholoma ericaea, Stropharia inuncta et Stropharia coronilla permet d'assister à son évolution progressive. Il apparaît inchangé, quoique légèrement aminci chez A. vervacti. Chez H. ericaea il devient plus clair et son épaisseur se réduit de moitié ; la même chose se produit chez Stropharia inuncta, où sa structure lamellaire apparaît nettement du fait de sa faible opacité. Chez Stropharia coronilla la différenciation est encore plus nette : éclaircissement plus prononcé, structure orientée devenue invisible et remplacée par une ponctuation diffuse ; sur les bords on retrouve la zone "d'effilochage" décrite plus

haut.

Nos observations montrent qu'en électronique il y a souvent au niveau du cal une différenciation locale du sclérosporium bien distinct de l'endosporium sous jacent. Lorsqu'il s'agit d'un pore germinatif la différenciation locale du sclérosporium est plus brutale ; elle aboutit à la constitution d'une médulla qui, en électronique n'est pas distincte de l'endosporium ; c'est ce fait qui a fait écrire à Meléndez-Howell que l'excavation du pore est comblée par un prolongement endosporique chez la plupart des Agaricales. De ce point de vue il y a d'ailleurs tous les passages entre le cal et le pore ; Hypholoma dispersum et Stropharia melasperma en fournissent des exemples.

3) ontogénèse des différenciations sommitales

Nous venons de voir qu'une faible modification du sclérosporium est à l'origine d'un cal, on peut admettre qu'une modification plus poussée de cette couche puisse aboutir à la formation d'un pore ; cela chez les Hypholoma, Agrocybe, Stropharia.

Mais ce n'est là qu'un mode de formation.

Chez Paneolus campanulatus le sclérosporium de la spore jeune est très mince au niveau du futur pore ; là, le cytoplasme forme une hernie. Pendant l'ontogénèse des néoformations se développent dans cette avancée cytoplasmique. Une médulla de texture bulleuse apparaît ; en même temps ou après l'endosporium s'édifie ; il formera à l'apex le plancher de la médulla.

4) papilles à sclérosporium épaissi

Chez les spores d'Hebeloma et Alnicola étudiées nous avons reconnu, au sommet, toutes les couches pariétales ; mais le sclérosporium y est souvent épaissi donnant des spores papillées.

Chez Hebeloma sacchariolens et H. pusillum l'exosclérosporium est seul gonflé ; chez H. pusillum son extension est telle qu'il déprime l'endosclérosporium et l'endosporium.

Le sclérosporium est dilaté sur toute son épaisseur chez H. collariatum et Alnicola phaea. Chez cette dernière il perd toute structure et tronque l'endosporium.

Dans sa Thèse L.M. Meléndez-Howell a écrit au sujet des apex des Hebeloma : "une sorte d'épaississement épisporique sommital

est révélé par la microscopie électronique" ; mais aucun de ses clichés ne le montre.

C - L' APPENDICE APICULAIRE

Chez Coprinus verrucispermus et C. silvaticus l'ensemble des couches de la paroi sporique constitue la paroi de l'appendice apiculaire ; chaque couche s'amincit de la base au sommet de l'apicule. Chez les deux espèces l'apicule est obturé par un bouchon allongé en forme de clou.

Chez les Hebeloma la paroi sporique participe également dans son ensemble à celle de l'appendice apiculaire. Chez H. radicosum le bouchon montre trois zones :

- une apicale, grise homogène ; elle constitue le bouchon primaire,
- une moyenne, légèrement floconneuse,
- une basale, d'aspect nuageux. L'ensemble de ces deux zones forment le bouchon secondaire.

L'apicule d'Hebeloma sacchariolens est formé par un bouchon primaire, gris, homogène, et par un bouchon secondaire semblable à la zone basale d'H. radicosum.

Le bouchon apiculaire de Rozites caperata est comparable à celui d'H. sacchariolens.

Le bouchon de Galerina dimorphocystis est gris homogène.

Chez les Lepiota étudiées l'endosporium clair, aminci, existe entre le sclérosporium et le bouchon. Le bouchon est apparu simple chez L. procera et double chez L. rhacodes ; une importante zone apicale opaque tranche sur la zone basale claire et granuleuse.

D - RAPPORT ENTRE LA PAROI SPORIQUE ET LA PAROI BASIDIALE

L'ectosporium de C. nudisporus s'arrête brutalement à la base de l'apicule. Il ne se prolonge ni sur l'apicule, ni sur le stérigmate correspondant ; par contre l'épitunica, le médiostrium et la tunica s'y poursuivent.

Ces observations infirment l'opinion de l'école de R. Heim, celle de H. Burge et de H. Cléménçon pour qui l'ectosporium correspond à la pellicule externe de la paroi basidiale.

CHAPITRE II

CHAMPIGNONS DONT LA SPORE, SOUVENT INCOLORE SOUS LE MICROSCOPE,

NE PRESENTE PAS DE DIFFERENCIATION APICALE

A - ESPECES A SPORES ORNEES.

Nous admettons que les ornements très variés de ces spores sont tous formés à partir du myxosporium.

Nous avons reconnu le médiostrium chez les Russulacées, les Melanoleuca, Leucopaxillus, Dentipellis et Gleocystidiellum. Il sépare un myxosporium amyloïde d'un sclérosporium non colorable. Dans les quatre genres cités l'amyloïdie se manifeste dans toute l'épaisseur du myxosporium alors qu'elle se limite à sa partie superficielle chez les Russulacées.

Sur nos clichés nous n'avons pu déceler de médiostrium chez Tubulicium clematidis, Fayodia bisphaerigera, Ripartites tricholoma, Calocybe constricta et divers Lepista.

Chez Tubulicium clematidis des pressions suffisent à isoler les ornements de l'eusporium ; chez Fayodia bisphaerigera une hydrolyse potassique "décolle" ces derniers de la spore, alors que chez les Lepista, Ripartites et Calocybe ce même traitement lyse les ornements.

1) l'eusporium et ses différenciations

a) l'endosporium

En microscopie photonique R. Kühner (1930) colore en brun rouge par le réactif de Melzer l'endosporium d'Omphalia bisphaerigera. En microscopie électronique nous avons observé quelquefois une couche au-dessous du sclérosporium ; elle est grise, feuilletée et se clive parfois de ce dernier. Nous supposons qu'elle est l'équivalent de la couche dextrinoïde reconnue par R. Kühner en photonique.

Par son opacité et sa texture feuilletée, cet endosporium

est bien différent de ceux observés et définis jusqu'alors.

Chez Laccaria tortilis un endosporium évident apparaît formé de deux zones :

- une zone interne gris clair sans structure orientée, demeurant étroitement appliquée au plasmalemme sur tout le pourtour de la spore,
- une zone externe plus sombre, lamellaire qui au niveau de l'apicule se dilate dans sa moitié supérieure pour former les zones basale et moyenne du bouchon apiculaire. L'ensemble apparaît comme une lentille de structure nuageuse.

On appellera endosporium secondaire l'ensemble de ces deux zones qui ne participe pas à la constitution de la paroi de l'appendice apiculaire. L'endosporium II est la dernière couche déposée.

J. Perreau signale la présence d'un endosporium chez Russula romellii, R. lepida, Lepista inversa, Dochmiopus cesatii, Laccaria laccata. L'examen attentif des clichés nous permet de reconnaître une couche sporique que chez L. laccata ; mais cette couche est-elle un endosporium ? Dans le paragraphe suivant nous discuterons ce cas.

Nous concluons que chez les spores peu ou pas colorées l'endosporium I se rencontre finalement très rarement. Lorsqu'une couche interne existe elle pose quelquefois des problèmes quant à son interprétation.

b) le sclérosporium

Les clichés obtenus par H. Cléménçon pour Leucopaxillus laterarius, Lepista panaeola, Melanoleuca alboflavida montrent une coriotunica gris clair qui est l'équivalent du sclérosporium.

J. Perreau reconnaît une épispore (notre sclérosporium) chez toutes les espèces de Russulacées, Melanoleuca, Leucopaxillus, Lepista qu'elle a étudiées.

Nous-même rencontrons le sclérosporium de façon permanente chez toutes les spores adultes.

Chez les Gleocystidiellum furfuraceum, Lentinellus cochleatus, Dentipellis sp. le sclérosporium apparaît homogène et sombre ; il est également homogène mais moins opaque chez les Russulacées.

Cependant il est assez fréquent de rencontrer un sclérosporium

zoné, stratifié. Les Aleurodiscus, notamment A. amorphus, A. wakefieldiae en sont une bonne illustration.

Chez Lepista inversa trois zones sont perceptibles ; deux zones gris clair enserrant une troisième plus sombre.

Chez Melanoleuca grammopodia on peut observer deux zones d'opacité légèrement différente.

Chez L. amethystina au-dessous de la couche sombre qui porte les ornements nous reconnaissons un ensemble composé de deux zones gris clair séparées par une zone médiane plus opaque. Ces trois zones se retrouvent dans l'apicule où elles constituent la totalité du bouchon apiculaire.

Cet ensemble, fait penser au sclérosporium plurizoné de Coprinus silvaticus. Mais, chez ce dernier les différentes zones s'amin-
cissent en biseau au niveau de l'apicule et n'entrent pas dans la constitution du bouchon apiculaire. Le fait que, chez L. amethystina les zones participent à la formation du bouchon apiculaire est-il suffisant pour dire que la couche est un endosporium ? Cela n'est pas certain. En effet, chez Rhodotus palmatus et Amanita vaginata, que nous verrons plus loin, il semble bien que le sclérosporium participe à la formation de la zone apicale du bouchon apiculaire. Dans ce cas les zones de la couche sous les ornements constitueraient le sclérosporium, et la couche sous les ornements serait la tunica. Il n'y aurait pas d'endosporium chez L. amethystina, mais un sclérosporium zoné qui se rencontre assez souvent ailleurs.

Si au contraire nous admettons que l'ensemble zoné constitue l'endosporium, que la couche sous les ornements est la tunica ; il n'y a plus de sclérosporium, ce qui ne s'est pas encore rencontré. A moins que l'on considère la tunica comme une différenciation superficielle du sclérosporium.

Dans le cas où nous admettons l'existence de la tunica, la mince couche transparente interne de L. laccata, L. proxima, L. trullisata, L. bicolor, L. tetraspora est un sclérosporium et non un endosporium.

c) la tunica

Clémenton la reconnaît chez Leucopaxillus laterarius, Russula sardonica, et Lactaria griseus. H. Burge a observé sa

couche B correspondant à la tunica, chez de nombreuses Russula, Melano-leuca et Gastéromycètes. Elle la décrit aussi chez des Laccaria. Pour ce dernier genre nous venons de montrer la difficulté de l'interprétation.

Avec beaucoup de netteté elle nous est apparue chez les spores amyloïdes de Russula maculata, Lactarius lignyotus, Lactarius acris, Melanoleuca grammopodia, M. strictipes, Leucopaxillus paradoxus.

Chez Calocybe constricta et Tubulicium clematidis elle tranche fortement sur une sclérosporium clair.

Chez Gleocystidiellum furfuraceum, C. porosum, Lentinellus cochleatus, Dentipellis sp., la très grande opacité du sclérosporium des spores mûres ne permet pas de dire si elle existe. Peut-être n'y a-t-il qu'une tunica et pas de sclérosporium chez les Gleocystidiellum en particulier.

2) le myxosporium et ses différenciations

Parmi les spores étudiées il faut distinguer d'une part celles dont les ornements sont entourés de substance myxosporiale non différenciée et sur lesquelles est généralement tendue un ectosporium ; d'autre part celles chez lesquelles le myxosporium se différencie entièrement pour donner les ornements.

a) types de spores où le myxosporium est le plus différencié.

+ ornements tronqués sans structure visible

Nous avons étudié ceux de Fayodia bisphaerigera, de Tubulicium clematidis et de Tubulicrinis cf. subabietis.

Chez la spore mûre de Fayodia bisphaerigera les ornements sont en forme de piliers très opaques ; ils sont généralement réunis les uns aux autres à la fois par un plancher et un plafond épitunicaux présentant la même opacité. Entre ces piliers existe une matrice myxosporiale claire ; elle est très visible chez les jeunes spores.

Au-dessus des ornements est tendu le sporothécium formé de l'ectosporothécium opaque doublé d'un endosporothécium transparent.

Cet ensemble de F. bisphaerigera ressemble beaucoup à celui décrit par R. Heim, Furtado et J. Perreau chez les spores pigmentées des Ganoderma et par J. Perreau chez Hiemiella retispora.

Chez Tubulicium clematidis les piliers sont très individualisés par rapport au sclérosporium, car ils ne s'opacifient que légèrement

même à maturité et tranchent donc fortement sur lui.

Des clichés montrant des guirlandes de piliers réunis par l'ectosporium mais détachés du reste de la spore, accusent encore davantage l'individualité de chaque pilier. Là aussi entre les piliers existe une matrice myxosporiale gris clair.

La spore de Tubulicium est intéressante car elle démontre que les ornements ne sont pas toujours réunis les uns aux autres par leur base, qu'ils ne naissent pas d'une couche basale continue tout autour de la spore comme le pense J. Perreau. Ici, ce sont des différenciations locales, au sein du myxosporium.

L'ectosporium de T. clematidis est fugace ; présent chez les jeunes spores, il est souvent absent chez les spores adultes. A ce stade, la substance myxosporiale indifférenciée, entre les ornements devient également invisible, et, la spore vue en coupe à l'aspect d'un disque crénelé.

Nous avons parfois observé de jeunes spores groupées à l'intérieur d'un ectosporium commun.

La spore adulte de Tubulicrinis cf. subabietis est semblable à celle de Tubulicium clematidis.

++ ornements pointus et structurés

Nous avons pu en observer dans le genre Laccaria. Conformément aux observations de H. Burge ils sont indépendants les uns des autres et reposent sur une couche souvent déprimée à leur niveau. Des coupes longitudinales et transversales montrent leur structure fibrillaire. Les fibrilles rayonnent à partir de l'extrémité libre de chaque ornement. Leur disposition est sans doute liée à la génèse de ces ornements de forme conique aiguë. Ce sont de véritables épines.

Les ornements d'un Strobilomyces de la section des Pterospori, étudié par J. Perreau ont une structure assez proche de ceux des Laccaria. L'auteur écrit qu'ils "sont composés de lames peu épaisses qui s'élèvent" perpendiculairement "sur une couche basale". Mais il s'agit non de fines fibrilles mais de véritables piliers.

Chez Laccaria amethystina l'ectosporium apparaît comme un mince feuillet opaque reposant sur certaines extrémités des épines, se déprimant entre elles, pour accompagner une matrice myxosporiale plus ou moins importante.

L'ectosporium n'est pas tendu sur les ornements comme nous le remarquons précédemment chez les spores à ornements tronqués. Ceci laisse penser que l'ontogénèse des ornements des Laccaria ~~est~~ peut-être différente de celle des ornements de Fayodia ou de Tubulicium.

Chez L. amethystina à l'approche de l'apicule la matrice myxosporiale s'amincit de même que se réduit la hauteur des ornements. Cette diminution simultanée de la hauteur du myxosporium et des ornements est un argument en faveur d'une origine myxosporiale des ornements. L'ectosporium bien individualisé se rapproche ainsi progressivement du sclérosporium et vient finalement s'appliquer sur lui à la base de l'apicule.

Seules les pores d'exsiccata de Laccaria trullisata montrent un myxosporium moulé et persistant sur les ornements des spores mûres. Chez les autres espèces il est toujours plus fugace ; nous n'en avons même jamais observé chez les spores de L. tortilis et cela quel que soit leur âge.

b) types de spores où le myxosporium est entièrement utilisé à l'édification des ornements.

Il n'y a donc jamais de matrice myxosporiale au-dessus des ornements.

+ ornements amyloïdes

* dans toute leur épaisseur

En microscopie photonique les ornements des spores mûres de Gleocystidiellum furfuraceum, Lentinellus cochleatus, Dentipellis sp. semblent amyloïdes dans toute leur masse. En microscopie électronique ils sont uniformément opaques et unis entre eux par leur base.

Les ornements d'Omphalia maura ont une forme conique qui n'est pas sans rappeler l'allure de ceux des Laccaria. Sur certains de nos clichés ils semblent appartenir à la couche sous jacente, et sur d'autres paraissent reposer sur cette couche. Nos observations sont insuffisantes pour que nous puissions trancher leur appartenance.

Les spores adultes de Melanoleuca alboflavida étudiées par H. Cléménçon, de M. grammopodia et de M. strictipes observées par nous-même montrent des ornements entièrement transparents en électronique. A cause de leur transparence Cléménçon les interprète comme étant le tectum, c'est-à-dire une troisième couche sporique fondamentale claire au-

dessus du corium et de la tunica. En microscopie photonique ces ornements se révèlent amyloïdes dans toute leur masse (M. Josserand).

Ainsi une couche amyloïde apparaît transparente ou opaque selon les espèces.

Chez Melanoleuca strictipes on assiste à une évolution de la taille et de l'opacité des verrues au cours de la sporogénèse. Chez la spore jeune les verrues d'abord très basses sont entièrement opaques. Il est possible parfois d'observer l'ectosporium légèrement décollé de ces dernières. Puis au fur et à mesure de la maturation l'opacité des verrues diminue de plus en plus; leur sommet est le premier à s'éclaircir. Finalement l'éclaircissement gagne la base des verrues qui apparaissent entièrement transparentes chez la spore mûre.

L'ectosporium qui est demeuré opaque ressort très nettement sur le pourtour des ornements.

Le passage progressif, au cours de l'ontogénèse de l'opacité à la transparence des ornements est un argument qui met en doute l'appellation de tectum donné à ce dernier par Cléménçon. Il semble, en effet que l'auteur considère toujours le tectum comme une couche très claire, très faiblement structurée et cela quel que soit son degré de maturité.

M. Josserand (1941) pense également que les verrues des Leucopaxillus sont amyloïdes dans leur ensemble. Le cliché L. laterarius donné par H. Cléménçon, celui de L. amarus de J. Perreau et les nôtres de L. amarus et de L. paradoxus montrent que les verrues des spores adultes sont uniformément grises.

J. Perreau observe à la base d'une verrue de L. amarus un petit noyau transparent qu'elle considère comme une exospore, le reste de la verrue constituant la périspore.

**** ornements partiellement amyloïdes**

M. Josserand (1941) et G. Malençon (1949) ont montré, en microscopie photonique que les ornements des Russulacées sont constitués de deux couches superposées, l'extérieure seule sensible à l'iode. Les Bondarzewia et quelques espèces d'Aleurodiscus ont des ornements également amyloïdes en surface.

H. Burge, J. Perreau, H. Cléménçon et nous même observons le même type d'ornements chez les Russula et Lactarius ; mais les interprétations données varient.

La couche ornementée comprend une partie fondamentale opaque aux électrons, continue tout autour de la spore, et dans laquelle se différencient au niveau des ornements des noyaux transparents. La discontinuité de la matière transparente reconnue par H. Burge nous semble absolument évidente ; nulle part nous n'avons vu les verrues transparentes se présenter comme des épaisissements d'une exospore continue de même nature comme le pense J. Perreau. La substance opaque qui enveloppe le noyau transparent et qui correspond à la périspore de J. Perreau, se poursuit en effet sous la base de chaque verrue, formant en dehors du médiostrium une couche continue tout autour de la spore. Cette continuité, évidente chez les Russula et les Lactarius, l'est aussi chez Bondarzewia montana.

Pour H. Cléménçon c'est une "substance liquide " ou " semi-liquide " qui constitue les parties opaques des ornements et qu'il nomme interstratum. Cette substance revêt l'intérieur du sporothécium de façon continue.

Cet auteur pense que l'interstratum qui recouvre plus ou moins également toute la surface de la jeune spore, se retire au cours de l'ontogénèse sur les ornements où il s'accumule, demeurant très mince entre ces derniers. Les parties transparentes sont constituées par le tectum.

Dans l'état actuel de ses recherches H. Cléménçon n'a reconnu d'interstratum que chez les Russulacées.

Pour notre part nous pensons qu'au cours de l'ontogénèse des "points" de différenciations apparaissent çà et là au sein du myxosporium et dont l'évolution aboutit à la formation des noyaux transparents qui constituent l'essentiel des ornements adultes.

J. Perreau, H. Cléménçon et nous-même pensons que chez les Russulacées les parties qui apparaissent opaques en électronique sont celles qui donnent une réaction positive avec le réactif de Melzer.

A l'extérieur des ornements Cléménçon a observé un ectosporothécium et une endosporothécium chez Lactarius griseus ; nous-même les avons distingués chez Russula maculata.

Les spores d'Aleurodiscus wakefieldiaea et A. amorphus sont très épineuses. En électronique les ornements apparaissent assez clairs. A partir de leur extrémité libre, en leur centre et sur la moitié de leur hauteur ils montrent une mèche grise de structure granuleuse. Des

sections transversales dans ces ornements se présentent comme des cercles à centre opaque.

Un ectosporium grumeleux et grisâtre revêt la spore à l'extérieur.

Nos observations nous laissent penser qu'elles ne sont amyloïdes qu'en surface.

++ ornements cyanophiles non amyloïdes

La cyanophilie des ornements des Lyophyllées échappe facilement à l'observation, car un bref chauffage du bleu lactique suffit souvent à les faire disparaître. Les ornements des Lepista sont plus résistants, ils disparaissent cependant à la suite d'un traitement par l'ammoniaque à 100°C. Ceux des Ripartites le sont davantage, mais une hydrolyse potassique à chaud les élimine.

En microscopie électronique J. Perreau a observé les spores de Lepista inversa et Cléménçon celles de Lepista panaeola. Nous-même avons étudié les spores de quelques Lepista de Ripartites metrodii, Calocybe constricta, Tephrophana tesquorum.

Nous avons confirmé la présence d'ornements chez la spore de Lepista irina. Leur existence reconnue depuis longtemps par M. Josserand en microscopie photonique avait été mise en doute par R. Kühner. Depuis, ce dernier auteur a remarqué que les spores de L. irina sont "ruguleuses par des ornements cyanophiles".

Par la méthode des répliques Bigelow et Rowley ont aussi constaté la présence de petites verrues sur la paroi sporique de L. irina.

Toutes les observations relatives à cette espèce viennent appuyer sa position systématique parmi les Lepista et non parmi les Tricholoma comme le pensait Singer.

Dans la spore mûre de Lepista panaeola les ornements en forme de verrues apparaissent hétérogènes ; le centre de la verrue est plus clair que sa périphérie. Bigelow et Rowley qui ont étudié par la méthode des répliques les spores de Lepista caespitosa (Bres.) Sing., relativement proche de L. panaeola ont vu un ombilic au sommet de chaque verrues. Selon eux, il s'agit d'un artéfact qui, à notre avis pourrait résulter de l'hétérogénéité des verrues.

Chez les spores jeunes de L. panaeola les verrues, encore basses, sont gris sombre et homogènes. Les clichés de L. panaeola

obtenus par H. Cléménçon montrent des verrues très claires ; l'auteur en conclut qu'elles constituent un tectum. Nous nous sommes étonnée de la transparence de ces ornements sur les photographies de H. Cléménçon ; il est vrai que cet auteur utilise le permanganate de lithium au moment de la fixation. Cependant nous n'avons jamais relevé jusqu'alors de telle différence d'opacité entre des spores d'une même espèce fixée par le permanganate de potassium et le permanganate de lithium.

A notre avis les verrues des spores cyanophiles proviennent de la différenciation de toute la masse du myxosporium.

En microscopie électronique l'aspect d'une coupe de spore de Dochmiopus cesatii à sporée pigmentée en brun ocracé en masse, et à spore également cyanophile, est identique à celui de la spore de Ripartites metrodii. Sur le cliché donné par J. Perreau pour cette même espèce nous ne reconnaissons pas très bien le sclérosporium. Nos photographies en montre un bien évident ; mais nous n'y décelons pas d'endosporium.

3) l'appendice apiculaire

Au niveau de la paroi de l'apicule de Russula maculata on reconnaît de façon évidente le sclérosporium et le myxosporium tous deux très amincis et séparés l'un de l'autre par le médiostrium transparent. Le bouchon apiculaire a trois zones comme celui d'Hebeloma radicosum.

Le bouchon apiculaire de Melanoleuca grammopodia a deux zones gris clair. L'une apicale est très finement granuleuse, elle constitue le bouchon primaire ; l'autre basale de texture lamellaire forme le bouchon secondaire.

Le bouchon de Gleocystidiellum furfuraceum paraît homogène.

Chez Laccaria amethystina nous avons vu que le bouchon est plurizoné et qu'il provient peut-être de la dilatation du sclérosporium. Chez L. laccata et L. tetraspora le bouchon beaucoup plus homogène a la même origine que celui de L. amethystina.

Enfin chez Laccaria tortillis nous avons déjà dit qu'un important endosporium secondaire isolait un bouchon apiculaire à trois zones du cytoplasme. Le bouchon est semblable à ceux de Russula maculata et d'Hebeloma radicosum.

4) rapport entre la paroi sporique et la paroi de la baside

Chez Tubulicium clematidis le sclérosporium et la tunica constituent l'essentiel de la paroi du stérigmate et de la baside.

B - SPORES ENVELOPPEES PAR UNE EPAISSE COUCHE EXTERNE TRES OPAQUE

Exceptées celles de l'Aphyllaphorale Cristella farinacea toutes sont roses en masse.

1) spores des Rhodophyllus, Clitopilus et Rhodocybe

a) la paroi

L'architecture de la paroi sporique de ces genres est très comparable ; en effet sur des coupes de microscopie électronique il est impossible de différencier les genres.

Cléménçon qui a étudié les parois sporiques de Rhodophyllus albogriseus, R. incanus, R. bicolor observe de l'intérieur vers l'extérieur : une couche transparente qu'il interprète comme un corium, elle est immédiatement surmontée par les ornements, en raison de leur position il les rattache à une couche qu'il nomme épiorium. En surface une épaisse couche la tunica, elle est ici située au-dessus des ornements. Chez les spores des autres Hyménomycètes étudiés elle n'est jamais au-dessus d'eux.

Nous avons reconnu, en particulier chez Nolanea cetrata une épaisse couche grise, stratifiée et ponctuée de taches sombres, au-dessous du "corium" de Cléménçon. A la suite de ces observations il n'est plus possible de considérer la couche claire au-dessous des ornements comme un corium.

Nous avons étudié l'ontogénèse des ornements chez Entoloma prunuloides, Clitopilus prunulus et Rhodocybe nitellina. Ils naissent d'une couche continue d'épaisseur irrégulière, elle est située juste au-dessous de la couche opaque externe. Chez les spores jeunes cette couche externe est ni ondulée ni facettée. La couche gris clair de texture lamellaire qui donne les ornements est d'abord bombée du côté interne puis, au cours du développement et au même endroit, elle devient bombée sur ses deux faces. Elle pousse alors la couche opaque externe et, la spore prend son allure facettée dans le genre Rhodophyllus. Finalement le bombement interne s'atténue, seul l'externe persiste, il donnera les crêtes des Rhodophyllus, les côtes méridiennes des Clitopilus ou les verrues des Rhodocybe. Cette ontogénèse apprend qu'à l'origine il n'y a pas de différence entre les ornements et le pseudocorium. Cette différence n'apparaît qu'en cours d'ontogénèse, lorsque le bombement interne n'existe plus.

A ce moment il se produit des modifications peut-être chimiques qui laissent croire que les ornements ne sont pas une différenciation d'une couche continue. Les ornements de Nolanea staurospora et de Nolanea mammosa montrent justement une hétérogénéité qui laisserait penser qu'ils naissent de façon différente. Il en est de même chez Rhodocybe truncata ; entre les ornements stratifiés et assez opaques, se trouve une substance homogène et claire. Des spores de Nolanea cetrata traitées par KOH à 5% montrent très bien que les crêtes reposent sur une couche qui paraît différente. Cette couche surmonte l'importante formation interne secondaire qui isole le bouchon apiculaire du cytoplasme.

Peut-on homologuer les ornements des Rhodophyllacées à une couche reconnue chez les autres Hyménomycètes, ou bien est-elle particulière à cette famille? Le mode de formation des ornements ne permet pas de la comparer à une couche déjà rencontrée. Nulle part ailleurs nous n'avons vu une telle ontogénèse.

Que représente l'épaisse couche noire externe ? Quelque fois nous avons remarqué à sa surface externe une fine pellicule que nous interprétons comme un sporothécium (ectosporium) ; cela en particulier chez les spores de sporée fraîche de Entoloma prunuloides et les spores traitées par la potasse à 1% de Nolanea cetrata. Par sa position la couche noire épaisse correspond à un myxosporium.

b) l'appendice apiculaire

Nous l'avons observé chez Nolanea cetrata, Entoloma prunuloides et Nolanea sericea. Dans les trois cas il est composé d'un petit bouchon primaire homogène gris clair et d'un gros bouchon secondaire noir chez Nolanea cetrata et N. sericea. Chez Entoloma prunuloides il est assez opaque et hétérogène.

2) spores de Rhodotus palmatus et de Cristella farinacea.

Chez Rhodotus palmatus les ornements gris clair de la spore jeune reposent sur une couche continue de même nature qu'eux. Au cours de l'ontogénèse les verrues acquièrent une texture stratifiée, à strates courbes, d'opacité variable selon les strates, la plus profonde étant la plus sombre. Chez quelques récoltes la couche aux ornements repose sur une couche interne très opaque, également stratifiée. Chez des spores encore jeunes, où cette couche continue autour de la spore n'est

que faiblement développée, elle se dilate fortement au niveau de l'apicule pour constituer les trois quarts du bouchon ; la partie apicale étant obturée par la dilatation de la couche aux ornements.

Les ornements sont recouverts par une pellicule transparente surmontée par un feuillet opaque. Par sa position le feuillet clair correspond à un endosporothécium, et le feuillet opaque qui le surmonte à un ectosporothécium.

La paroi de Cristella farinacea apparaît composée de deux couches. Une couche externe opaque comparable à la couche externe des Rhodophyllacées ; et une couche interne grise, lamellaire, ornementée. Chez certaines spores on retrouve au niveau des ornements la stratification courbe déjà observée chez Rhodotus palmatus.

3) spore de Macrocystidia cucumis

Cette espèce à spores lisses a été placée autrefois parmi les Naucoria. Sa paroi sporique avec une épaisse couche externe surmontant une couche claire est comparable à celle des Rhodophyllacées à cela près qu'elle n'est pas ornée. Le bouchon apiculaire est très opaque, il est comparable à celui de Nolanea sericea. Par la présence de l'épaisse couche externe noire, la composition du bouchon apiculaire, Macrocystidia cucumis qui a également des spores roses mérite d'être placée dans les Rhodophyllacées ; c'est une espèce sans ornements.

C - ESPECE A SPORES LISSES EN MICROSCOPIE PHOTONIQUE

K. Wells étudie les spores de Schizophyllum commune, J.M. Hyde et C.H. Walkinshaw celles de Lenzites saepiaria, H. Cléménçon a publié des photographies de spores de Mycena radicatella et d'un Collybia sp. Nous avons étudié les spores de trois Amanita : A. muscaria, A. citrina, A. vaginata, celles de deux Aphyllophorales : Scytinostroma duriusculum et S. hemidichophytichum et enfin celles d'Aspropaxillus giganteus dont la paroi sporique, qui semble lisse en photonique, apparaît couverte de flocons opaques en microscopie électronique.

Chez les espèces qu'il étudie Cléménçon reconnaît une corionica gris clair, l'équivalent du sclérosporium ; elle est surmontée par une mince couche transparente qu'il interprète comme un tectum. Une ligne opaque, le sporothécium enveloppe les couches précédentes.

Chez Amanita vaginata la succession tégumentaire est mor-

phologiquement comparable à cela près qu'une tunica est repérable au-dessus du sclérosporium.

Des divergences existent au niveau de l'interprétation. Si nous comparons les parois des appendices apiculaires d'Amanita vaginata et de Russula maculata, nous repérons dans les deux cas une mince ligne claire. Elle passe au-dessous des ornements chez R. maculata et correspond au médiostratum. Peut-on aussi parler d'un médiostratum chez l'Amanita où il n'y a pas d'ornements ? La paroi d'Aspropaxillus giganteus vient à l'appui de cette hypothèse. Chez cette espèce, au-dessous d'une ornementation externe confuse existe également une mince couche transparente. L'ornementation appartient vraisemblablement au myxosporium, en conséquence la couche immédiatement au-dessous serait le médiostratum. Chez les Amanites le myxosporium serait donc très mince, réduit à une pellicule opaque : l'ectosporium.

Cependant si nous comparons les parois des appendices apiculaires de Rhodotus palmatus et d'A. vaginata, nous repérons également une ligne claire mais elle passe au-dessus des ornements chez le Rhodotus. Dans cette situation elle correspond à l'endosporothécium.

De telles difficultés d'interprétations se retrouvent chez les spores de Lepiota notamment. La comparaison de la paroi de Lepiota procera avec la spore jeune de Panaeolus campanulatus qui présente au-dessus du futur pore germinatif un très mince myxosporium au-dessus du médiostratum, plaide en faveur de l'existence d'un médiostratum et non d'un endosporothécium chez les spores lisses. Ceci est plus ou moins en accord avec l'opinion de J. Perreau et de L.M. Meléndez-Howell pour qui ce mince feuillet clair est une périspore. En effet le médiostratum situé entre l'eusporium et le myxosporium se rattache peut-être bien au myxosporium ; et, chez les spores lisses cette dernière couche serait réduite au médiostratum et à l'ectospore.

Cléménçon n'a pas reconnu de corium c'est-à-dire d'endosporium chez les spores lisses ; il ne reconnaît que la coriotunica équivalent du sclérosporium. J. Perreau et nous-même n'en avons pas reconnu non plus. J. Perreau écrit au sujet des spores lisses : " une épispore unie et réfringente se forme et s'épaissit sous la périspore et l'ectospore. Il ne se produit rien de plus et l'organisation ainsi obtenue persiste autour de la spore jusqu'à sa maturité. Chez certaines espèces,

comme Schizophyllum commune, et Cantharellus cibarius.". Mais chez d'autres une exospore peut apparaître entre l'épispore et la périspore.

De rares fois comme l'a déjà observé R. Kühner (1934,b), nous rencontrons chez Amanita vaginata une spore avec une paroi plus épaisse. Au-dessous du sclérosporium, s'ajoute une couche d'épaisseur irrégulière formant des bosses internes. Cette couche fait le tour complet de la spore et, peut donc être considérée comme une formation secondaire. Au niveau de l'apicule elle donne un bouchon important, plus ou moins hétérogène. Chez les spores dépourvues de cette couche, il n'y a pas de bouchon apiculaire développé ; la fermeture de l'appendice apiculaire est réalisée par une cupule à deux zones : l'une mince grise, au contact du cytoplasme ; l'autre plus épaisse d'un gris plus clair que la précédente. L'ensemble de ces deux zones provenant sans doute du sclérosporium.

R E S U M E

La paroi sporique de plus de 100 espèces d'Hyménomycètes a été étudiée. Chez la plupart des spores ornées nous observons un eusporium ou ensemble sporique interne qui s'oppose par sa résistance importante au myxosporium ou ensemble externe mucilagineux. Chez les Rhodophyllacées la structure de la paroi est différente de celle observée chez les autres spores étudiées et des homologues de couches sont délicates à faire.

A l'exception des Rhodophyllacées, où les ornements naissent au-dessous du myxosporium nous avons montré qu'ils se différencient à partir de ce dernier. Chez certaines espèces il donne des ornements tronqués au-dessus desquels est tendu un ectosporium ; chez d'autres des ornements coniques aigus. Dans les deux cas ils sont noyés dans une substance myxosporiale claire. Quelquefois le myxosporium est entièrement utilisé à l'édification des ornements, c'est ce qui se produit chez les spores amyloïdes et chez les spores cyanophiles.

L'étude des différenciations apicales nous a permis d'apporter des précisions sur le pore germinatif et sur le cal. Le pore est caractérisé par un brutal changement d'opacité à l'apex. Le pore est obturé par une médulla, qui correspond parfois à une modification sans doute chimique du sclérosporium, d'autre fois c'est une formation particulière qui ne dérive pas du sclérosporium. Le pore n'est pas oblitéré par un prolongement de l'endosporium. Au niveau du cal, toutes les couches de la paroi sont présentes et amincies, et subissent aussi des modifications d'opacité.

Les couches de la paroi sporale sont présentes mais amincies au niveau de l'appendice apiculaire. Il est fermé par un bouchon dans lequel on distingue généralement un bouchon primaire de petite taille, assez homogène, et un bouchon secondaire beaucoup plus gros et hétérogène.

L'épitunica, le médiostrium et la tunica se prolongent sur le stérigmate.

BIBLIOGRAPHIE

- BESSON M., 1969 a.- La paroi sporique de Fayodia bisphaerigera (Lange) Kühner en microscopie électronique et photonique. C.R. Acad. Sci. 268 D, pp.3167-3169.
- BESSON M., 1969 b.- Structure de la paroi sporique des Rhodocybes Rhodotus et Clitopilus (Agaricales). C.R. Acad. Sci. 269 D, pp.142-145.
- BESSON M., 1969 c.- Architecture et développement de la paroi sporique de Tubulicium clematidis (B. et G.) Oberw. (= Peniophora clematidis Bourd. et Galz.) en microscopie électronique. Bull. Soc. Linn. Lyon, 38^e année, pp.252-255.
- BESSON M., 1970 a .- Ultrastructure de la paroi sporique amyloïde et ornée de quelques Hyménomycètes. C.R. Acad. Sci. 271 D, pp.964-967.
- BESSON M., 1970 b .- Ultrastructure de la paroi sporique de quelques Agaricales à ornements cyanophiles non amyloïdes. C.R. Acad. Sci. 271 D, pp.1508-1510.
- BESSON M., 1971 a .- Ultrastructure de la paroi sporique des Laccaria Berk. et Br. (Agaricales). C.R. Acad. Sci. 272 D, pp.1078-1081.
- BESSON M. & BRUCHET G., 1971 b .- Recherches sur les spores des Hebeloma (Basidiomycètes-Agaricales). Bull. Soc. Mycol. France (sous presse).
- BESSON M. & KUHNER R., 1972 a .- Recherches morphologiques et ontogéniques sur la paroi sporique et le pore germinatif des Panaeolus (Fries) Quélet (Agaricales). C.R. Acad. Sci. 274 D, pp.1915-1920.
- BESSON M. & KUHNER R., 1972 b .- Recherches sur la structure du pore germinatif des Coprinacées (Agaricales). C.R. Acad. Sci. 274 D, pp.2162-2166.
- BESSON M. & KUHNER R., 1972 c .- La paroi sporique et ses différenciations sommitales chez les Naucoriacées. C.R. Acad. Sci. (sous presse).
- BESSON M. & KUHNER R., 1972 d .- La paroi sporique chez les Coprinacées (Agaricales). C.R. Acad. Sci. (sous presse).

- BIGELOW H.E. & ROWLEY J.R., 1968 .- Surface replicas of the spores of fleshy fungi. Mycologia, 60, pp.869-887.
- CLEMENCON H., 1970 .- Bau der wände der basidiosporen und ein vorschlag zur benennung ihrer schichten. Zeitschr. F. Pilzk. 36, pp.113-133.
- FURTADO J.S., 1962 .- Structure of the spore of the Ganodermoideae Donk. Rickia 1, pp.227-241.
- GRAND L. F. & MOORE R.T., 1970 .- Ultracytotaxonomy of Basidiomycetes. I. Scanning electromicroscopy of spores. Journ. Elis. Mitchell Scient. Soc. 86, pp.106-117.
- GRIFFITHS D.A., 1971 .- The fine structure of Basidiospores of Panaeolus campanulatus (L.) Fr. Revealed bu Freeze-Etching. Arch. Mikrobiol. 76, pp.74-82.
- HEIM R., 1931 .- Le genre Inocybe, précédé d'une introduction générale à l'étude des Agarics Ochrosporées. Lechevalier, Paris, pp.44-76.
- HEIM R., 1962 .- L'organisation architecturale des spores des ganodermes. Rev. Mycol. France, 27, pp.199-212, pl.XI à XV.
- HEIM R. & PERREAU J., 1971 .- dans " Scanning electron microscopy" publié par Academic Press. Inc. (Londres) Ltd. pp.251-284.
- HEINTZ C.E. & NIEDERPRUEM D.J., 1971 .- Ultrastructure of quiescent and germinated basidiospores and oidia of Coprinus lagopus. Mycologia 63, pp.745-766.
- HYDE J.M. & WALKINSHAW C.H., 1966 .- Ultrastructure of Basidiospores and Mycelium of Lenzites saepiaria. Journ. of Bacteriol. U.S.A. 92, pp.1218-1227.
- JOSSERAND M., 1941 .- Sur l'ornementation sporique des Lactaires et de quelques autres espèces à spores amyloïdes. Bull. Soc. Mycol. France, 56, pp.7-38, pl.I à XII
- ..
KUHNER R., 1930 .- Un nouveau groupe d'Agarics leucospores. Bull. Soc. Linn. Lyon, 9ème année, pp.67-69.
- ..
KUHNER R., 1934 a .- Coprinus narcoticus (Batsch). Ann. Soc. Linn. Lyon, 68, pp.95-100.
- ..
KUHNER R., 1934 b .- Utilisation du bleu de crésyl en Mycologie systématique. C.R. Acad. Sci. 198, pp.843-845.
- ..
KUHNER R., 1946 .- Agaricus (Clitocybe) hirneolus Fries, champignon souvent méconnu en France aujourd'hui et la tribu nouvelle des Orcellés. Bull. Soc. Mycol. France, 62, pp.I-II.

- ..
 KUHNER R., 1948 .- Structure microscopique de la membrane sporique des Agarics du genre Rhodophyllus Qué1. C.R. Acad. Sci. 227, pp.733-734.
- ..
 KUHNER R., 1969 .- Contribution à la systématique des orcellés (Agaricales). Cette tribu est-elle artificielle comme le suggèrent des particularités de la paroi sporique en microscopie photonique . Bull. Soc. Linn. Lyon, 38ème année, pp.247-251.
- ..
 KUHNER R. , 1972 . - Recherche en microscopie photonique sur les spores des Lepiota. Bull. Soc. Nat. Oyonnax (sous presse).
- ..
 KUHNER R. & ROMAGNESI H., 1953 .- Flore analytique des Champignons Supérieurs. Masson et Cie, Paris.
- LOCQUIN M., 1942 .- Etude du développement des spores du genre Leucoco prinus Pat. Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon, 11ème année, pp.39-48.
- LOCQUIN M., 1943 .- idem, 12ème année, n°3 pp.35-43 .- Idem, 12ème année, n°5, pp.75-80 .- Idem, 12ème année, n°6, pp.91-96.
- MALENCON G., 1959 . - Remarque sur les spores de quelques Rhodocybe. Bull. Soc. Nat. Oyonnax, 1958-1959, pp.1-10.
- MANOCHA M.S., 1965 .- Fine structure of the Agaricus carpophore. Canad. Journ. of Bot. 43, pp.1323-1333, 2 pl.
- MELLENDEZ-HOWELL L.M., 1966 a .- Sur le pore germinatif et l'ultrastructure tégumentaire sporale dans le genre Lepiota Fr. sensu lato. C.R. Acad. Sci. 262 D, pp.2707-2710.
- MELLENDEZ-HOWELL L.M., 1966 b .- Ultrastructure du pore germinatif sporal dans le genre Coprinus Link. C.R. Acad. Sci. 263, pp.717-720.
- MELLENDEZ-HOWELL L.M., 1967 .- Les rapports entre le pore germinatif sporal et la germination chez les Basidiomycètes en microscopie électronique. C.R. Acad. Sci. 264, PP.1266-1269.
- MELLENDEZ-HOWELL L.M., 1967 .- Recherches sur le pore germinatif des basidiospores. Ann. Sci. Nat. Bot. Paris, 12ème série, 8, pp.487-638.
- MELLENDEZ-HOWELL L.M., 1970 .- Sur le pore germinatif sporal de quelques Ascomycètes et ses rapports avec celui des basidiospores. C.R. Acad. Sci. Paris, 270 D, pp.3204-3206.
- MOORE R.T. & GRAND L.F., 1970 .- Application of Scanning electron microscopy to basidiomycete taxonomy. Dans Scanning Electron Microscopy, Symposium, Chicago.
- PATOUILLARD N., 1887 .- Les hyménomycètes d'Europe. Anatomie générale et Classification des champignons supérieurs. Librairie Paul Klincksieck, Paris, pp.1-166, 4 planches.

- PEGLER D.N. & YOUNG T.W.K., 1969 .- *Phyllogaster* gen. nov., an agaricoid member of the secotiaceae s. Str. Proceedings, Serie C, 72, pp.222-230.
- PEGLER D.N. & YOUNG T.W.K., 1969 .- Ultrastructure of Basidiospores in Agaricales in Relation to Taxonomy and spore discharge. Trans. Br. Mycol. Soc. G.B. 52, pp.491-513.
- PEGLER D.N. & YOUNG T.W.K., 1971 .- Basidiospore morphology in the Agaricales. Nova Hedwigia, 35, pp.1-210.
- PEGLER D.N. & YOUNG T.W.K., 1972 a .- Reassessment of the Bondarzewiaceae (Aphyllorphales). Trans. Br. Mycol. Soc. 58, pp.49-58.
- PEGLER D.N. & YOUNG T.W.K., 1972 b .- Basidiospores form in the british species of *Inocybe*. Kew Bull. 26, pp.499-537, pl. h.t.
- PERREAU J., 1967 a .- Observations sur la structure tégumentaire sporique des Astérosporaes. C.R. Acad. Sci. 264 D, pp.1710-1713.
- PERREAU J., 1967 .- Recherches sur la différenciation et la structure de la paroi sporale chez les homobasidiomycètes à spores ornées. Ann. Sc. Nat. Bot. Paris, 12ème série, 8, pp.639-746.
- PERREAU J. & HEIM R. , 1969 .- L'ornementation des basidiospores au microscope électronique à balayage. Rev. Mycol. France, 33, pp.329-340.
- PERREAU J. & MELENDEZ-HOWELL L.M., 1966 .- Observations sur la structure tégumentaire sporale de quelques Basidiomycètes chromosporés. C.R. Acad. Sci. Paris, 262 D, pp.454-457.
- SINGER R., 1962 .- Agaricales in *Moderne Taxonomy*, 2è édit. J. Cramer, Weinheim, 915 p.
- SMITH A.H. & SINGER R., 1964 .- A monography on the genus Galerina Earle. Hafner Publ. Comp. 384 p.
- STIX E., 1970 .- Feinmorphologie einiger Pilz-sporenwände - Angew. Botanik 44, pp.137-143.
- STOCKS D.L. & HESS W.M., 1970 .- Ultrastructure of dormant and germinated basidiospores of a species of *Psilocybe*. Mycologia, 62, pp.176-191.
- WELLS K., 1965 .- Ultrastructural features of developping and mature basidia and basidiospores of Schizophyllum commune. Mycologia, 57, pp.236-261.
- BESSON-ANTOINE M., & KUHNER R., 1972e.- L'ornementation sporale des Rhodophyllacées (Agaricales) et son développement. C.R. Acad. Sci ..
- BESSON-ANTOINE M., & KUHNER R., 1972f.- Les couches de la paroi sporique des Rhodophyllacées (Agaricales) et leurs différenciations. C.R. Acad. Sci.

LISTE DES ESPECES ETUDIEES ET FIGUREES

- Agrocybe aegerita (Brig.) Sing. Pl.18, fig.7
 " dura (Bolt. ex Fr.) Sing. Pl.18, fig.1
 " erebia (Fr.) Kühner
 " paludosa (J.E. Lange) Kühn. et Romagn. Pl.18, fig.5
 " vervacti (Fr. Maire Pl.18, fig.14
Aleurodiscus amorphus (Pers. ex Fr.) Rabenh. Pl.6, fig.9
 " wakefieldiae Boid. et Beller Pl.6, fig.7 et 8
Alnicola umbrina (R. Maire) Sing. Pl.19, fig.8
Amanita citrina (Schaeff.) S.F. Gray Pl.6, fig.2
 " muscaria (L. ex Fr.) Pers. ex Hooker Pl.6, fig.4
 " vaginata (Bull. ex Fr.) Vitt. Pl.6, fig.1 ; Pl.13, fig.1
Anellaria separata (L. ex Fr.) Karst. Pl.18, fig.2
Aspropaxillus giganteus (Fr.) Sing. Pl.6, fig.6

Bolbitius titubans (Bull. ex Fr.) Fr. Pl.18, fig.8
Bondarzewia montana Sing. (Besson 1970 a)

Calocybe constricta (Fr.) Kühner Pl.5, fig.8
Clitopilus cretatus (Bk.-Br.) Sacc.
 " prunulus (Scop. ex Fr.) Kummer Pl.7, fig.5-6-7
Conocybe pubescens (Gillet) Kühner Pl.18, fig.9
Coprinus cineratus Quél., var. nudisporus Kühner (=C. stercorarius (Scop.) ex Fr., sensu Kits van Waveren Pl.15, fig.2
 " picaceus (Bull. ex Fr.) Gray Pl.1, fig.3 et Pl.14, fig.1
 " silvaticus Peck. Pl.10, fig.2-3 ; Pl.15, fig.1
 " sterquilinus (Fr.) Fr. Pl.1, fig.4 ; Pl.15, fig.3
 " verrucispermus Joss. Pl.1, fig.5-6-7 ; Pl.12, fig.1 ; Pl.14, fig.2 ; Pl.20, fig.1.
Cortinarius salor Fr. Pl.1, fig.12.
Cristella farinacea (Pers.) Donk Pl.9, fig.8-9-10.

Dentipellis sp. R.C.A. Donk (Besson 1970 a)
Dochmiopus cesatii Rabenh. Pl.5, fig. 2.

Entoloma prunuloides (Fr.) Quél. Pl.7, fig.1-2-3-4 ; Pl.8, fig.1 ; Pl.9 fig.4

Fayodia bisphaerigera (Lange) Kühner (Besson 1969 a) Pl.3, fig.5-6

Galera cedretorum (Maire) Sing. Pl.19, fig.2
 " dimorphocystis Sm. et Sing. Pl.12, fig.4 et Pl.19, fig.3
 " pseudocerina Sm. et Sing. Pl.1, fig.11
Gleocystidiellum furfuraceum (Bres.) Donk Pl.12, fig.5
 " porosum (Berk. et Curt.) Donk Pl.6, fig.10

Hebeloma alpinum Bruchet Pl.2, fig.1-2-3-5
 " calypotrosporum Bruchet Pl.1, fig.10

- Hebeloma collariatum Bruchet Pl.19, fig.7
 " crustuliniforme (Bull. ex St-Amans) Quél. Pl.2, fig.4
 " cylindrosporum Romagnési Pl.19, fig.4
 " pusillum Lange Pl.19, fig.6
 " radicosum (Bull. ex Fr.) Ricken Pl.10, fig.3
 " sacchariolum Quélet Pl.11, fig.1 et Pl.19, fig.5
 " vaccinum Romagnési Pl.1, fig.9
Hypholoma dispersum Fr. Pl.18, fig.3
 " elongatum (Pers. ex Fr.) Ricken Pl.19, fig.1
 " epixanthum (Fr.) Quél.
 " ericaeum (Pers. ex Fr.) Kühner Pl.18, fig.13
 " polytrichi (Fr. ex Fr.) Ricken Pl.18, fig.4
 " subericaeum (Fr.) Kühner
 " udum (Pers. ex Fr.) Kühner Pl.1, fig.8

Laccaria amethystina (Huds.) Cooke Pl.4, fig.2-3-4-5-6
 " bicolor (Maire) Orton (Besson 1971 a)
 " laccata (Scop. ex Fr.) Cooke Pl.4, fig.10-11
 " var. proxima (Boud.) R. Maire
 " tetraspora Sing. Pl.4, fig.1-7-8
 " tortilis (Bolt. ex Fr.) Cooke Pl.10, fig.2
 " trullisata (Ellis) Peck Pl.4, fig.9
Lacrymaria pyrotricha (Holmsk. ex Fr.) Konr. et Maubl. Pl.14, fig.3
Lactarius lignyotus Fr. (Besson, 1970 a)
Lepiota brebissoni Godey Pl.16, fig.3
 " lilacino granulosa Henn. Pl.1, fig.2 et Pl.13, fig.3
 " mastoidea Fr. Pl.16, fig.2
 " naucina Fr. Pl.16, fig.4
 " procera Fr. ex Scop. Pl.1, fig.1 et Pl.11, fig.4 et Pl.16, fig.1
 " rhacodes Fr. ex Vitt. Pl.11, fig.5
Lepista inversa (Fr.) Pat. (Besson, 1970 b)
 " irina (Fr.) Pat. Pl.5, fig.4
 " panaeolus (Fr.) Karst. Pl.5, fig.5-6-7
Leptonia sericella (Fr. ex Fr.) Barbier Pl.8, fig.3
Leucopaxillus amarus (A.S.) Kühn. (Besson, 1970 a)
 " cerealis (Lasch) Sing. (= paradoxus (Cost.-Duf.) Pl.5, fig.9

Macrocyttidia cucumis (Pers. ex Fr.) Heim Pl.13, fig.5
Melanoleuca grammopodia (Bull. ex Fr.) Pat. Pl.11, fig.3
 " strictipes Karst. Pl.5, fig.10-11-12

Nolanea cetrata (Fr. ex Fr.) Kummer Pl.8, fig.4-5 ; Pl.9, fig.3
 " cuspidifer (Kühn. et Romagn.) Orton Pl.9, fig.2
 " juncinus (Kühn. et Romagn.) Orton Pl.9, fig.1
 " mammosa (L. ex Fr.) Quél. (Besson-Kühner, 1972 e)
 " mougeoti (Fr.) Orton (Besson-Kühner, 1972 f)
 " sericea (Bull. ex Mérat) Orton Pl.13, fig.6
 " staurospora Bres. Pl.8, fig.2

Omphalia maura Fr. = Fayodia maura (Fr.) Sing. Pl.5, fig.1

Panaeolus campanulatus (Fr.) Quél. Pl.2, fig.6-7-8-9- et Pl.17, fig.1-2-3
Psathyrella spadiceogrisea (Schaeff. ex Fr.) Maire Pl.18, fig.10
Pholiota carbonaria (Fr.) Sing. = Flammule carbonaria (Fr.)

Ripartites metrodii Huijsman Pl.5, fig.3
Rhodocybe fallax (Quél.) Sing. Pl.7, fig.8
 " mundulla (Lasch) Sing. Pl.7, fig.11
 " nitellina (Fr.) Sing. Pl.7, fig.9-10
 " parilis (Fr.) Sing. (Besson 1969,b)
 " popinalis (Fr.) (Besson 1969,b)
 " truncata (Schaeff. ex Fr.) Sing. Pl.7, fig.12
Rhodotus palmatus (Bull. ex Fr.) Maire Pl.13, fig.2 ; Pl.9, fig.5-6-7
Rozites caperata (Pers. ex Fr.) Karst. Pl.11, fig.2
Russula laurocerasi Melzer (Besson 1970,a)
 " maculata Q. Pl.10, fig.2

Scytinostroma duriusculus (Berk. et Br.) Donk Pl.6, fig.3
 " hemidichophyticum Pouz. Pl.12, fig.6
Stropharia coronilla (Bull. ex Fr.) Quél. Pl.18, fig.12
 " inuncta (Fr.) Quél. Pl.18, fig.11
 " melasperma (Bull. ex Fr.) Quél. Pl.18, fig.6

Tephrocybe tesquorum (Fr.) Moser (Besson 1970,b)
Tubulicium clematidis (B. et G.) Oberw. Pl.3, fig.1-2-3
Tubulicrinis cf. subabietis R.C.A. (Donk) Pl.3, fig.4

LISTE DES ESPECES ETUDIEES PAR D'AUTRES AUTEURS ET CITEES DANS LE TEXTE

<u>Agaricus campestris</u>	3
<u>Agrocybe dura</u> (Bolt. ex Fr.) Sing.	10
<u>Agrocybe semiorbicularis</u>	10
<u>Collybia</u> sp.	30
<u>Coprinus lagopus</u> (sensu Buller)	6-12
" <u>narcoticus</u> (Batsch)	11
<u>Ganoderma</u> Karst. emend Pat.	1-21
<u>Hiemiella retispora</u> (Pat. et Baker) Boedijn	21
<u>Hypholoma fasciculare</u> (Huds. ex Fr.) Kummer	6
<u>Lacrymaria velutina</u> (Pers. ex Fr.) Quél.	8- 9
<u>Lactarius griseus</u> Peck	20
<u>Lenzites saepiaria</u> (Wulf.) Fr.	3
<u>Lepistal caespitosa</u> (Bres.) Sing.	26
<u>Leucopaxillus laterarius</u> (Peck) Sing. Sm.	20
<u>Melanoleuca alboflavida</u> (Peck) Murr.	19
<u>Mycena radicatella</u> (Peck) Sacc.	30
<u>Pholiota carbonaria</u> (Fr.) Sing.	10
<u>Psilocybe</u> sp.	6
<u>Rhodophyllus albogriseus</u> (Peck) Sing.	28
" <u>bicolor</u> (Murr.)	28
" <u>incanus</u> (Fr.) Quél.	28

Vu.

Les membres du jury :

R. KUHNER

J. BOLDIN

M. JOSSERAND

Vu et approuvé.

Le Directeur de l'U.E.R.

de UER Sciences de la Nature
Le Directeur

L. DAVID

Vu et accordé le permis d'imprimer.

Lyon, le 27 juin 1972

Le Président de l'Université
Claude Bernard,

J. BOLDIN

